

Tartu Ülikool
Loodus– ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika õppetool

Laura Valgma

**LOODUSLIKU HÜBRIDISATSIOONI ROLLID JA TAGAJÄRJED
TAIMERIIGIS**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: vanemteadur Tatjana Oja

Tartu 2013

Sisukord

| | |
|--|----|
| Sissejuhatus | 3 |
| Looduslik hübriidiseerumine | 4 |
| Hübriidide tuvastamine | 7 |
| Loodusliku hübriidisatsiooni rollid taimeriigis | 9 |
| Loodusliku mitmekesisuse suurendamine | 9 |
| Loodusliku mitmekesisuse vähenemine | 10 |
| Loodusliku hübriidisatsiooni tagajärjed | 12 |
| Hübriidide kohasuse muutumine..... | 12 |
| Reproduktiivsete isolatsioonimehhanismide tugevdamine..... | 13 |
| Hübriidide parve kujunemine | 14 |
| Uue liigi teke..... | 14 |
| Polüploidide moodustumine..... | 16 |
| Allopolüploidide moodustumine..... | 16 |
| Autopolüploidide moodustumine..... | 17 |
| Homoploidide moodustumine | 17 |
| Kokkuvõte | 19 |
| Tänuavaldused | 21 |
| Kasutatud kirjandus | 22 |
| LISAD | 26 |

Sissejuhatus

Hübridiseerumine on erinevatest liikidest või geneetiliselt erinevatest populatsioonidest pärit isendite vaheline ristumine (Abbott *et al*, 2013). See on huvitanud paljusid teadlaseid alates 18. sajandi keskpaigast ning hoolimata sellest pikast uurimisajast, on jäänud palju küsimusi, millele vastamine on viimasel ajal muutunud võimalikuks seoses kiire molekulaarsete meetodite arenguga (Hochkirch, 2013).

Ajalooliselt on liikidevahelist hübridiseerumist peetud pigem erandiks kui reegliks, aga nüüdseks on ilmne, et suur osa liikidest hübridiseerub sageli (Hockkirch, 2013). Arvatakse, et kuni 25% taimeliikidest on hübridiseerunud mingil ajahetkel ühe teise taimeliigiga (Mallet, 2007). Tuleks meeles pidada, et liikide süstematiseerimine on inimeste loodud ning ei ole selget tunnust, mis teeks liigist liigi (Judd *et al*, 2002). Seetõttu tuleks liikidest ning hübridiseerumisest mõelda pideva kontiinumina, mille lõpptulemuseks on mitmed erinevad stsenaariumid ning suur valik vahepealseid olukordi (Hochkirch, 2013).

Käesoleva uurimistöö ülesandeks on anda lühiülevaade loodusliku hübridiseerumise rollidest ja tagajärgedest taimeriigis. Töö on jaotatud neljaks peatükiks: esimeses peatükis kirjeldatakse hübridiseerumist üldiselt, teises uuritakse, kuidas hübriide tuvastada, kolmandas arutletakse hübridiseerimise rollide üle ning neljandas vaadeldakse lähemalt hübridiseerumise tagajärgesid.

Looduslik hübriidiseerumine

Teaduslik hübriidiseerumise uurimine sai alguse 1759. aastal, kui Karl von Linné ristas omavahel erinevaid *Tragopogon* liike. Saadud tulemustele tuginedes väitis ta, et selles on võimatu kahelda, et hübriidiseerumise käigus moodustuvad uued liigid. Kümme aastat pärast seda avastati, et hübriidid ei pruugi olla viljakad ning on hoopis steriilsed ning arvati, et hübriidsed taimed moodustuvad suurte raskustega ning ei saa looduses hakkama ilma inimsekkumiseta. Ühed tuntuimad katsed taimede hübriidiseerumisega tegi Gregor Mendel, kes ristas omavahel erinevaid herneid (*Pisum* sp). Saadud tulemused avaldas Mendel 1865. aastal enda teoses „*Experiments on Plant Hybridization*“, kus ta rõhutab moodustunud hübriidide olekut uute liikidena. Tänapäevani tehakse uusi katseid ja avastusi ning nende kaudu laienevad praegused teadmised (Rieseberg, 1997).

Hübriidiseerumine toimub piirkondades, kus kohtuvad ja ristuvad erinevatest liikidest pärit isendid (Nolte & Tautz, 2010). Liikidevahelise hübriidiseerumise tõenäosus sõltub ökoloogilisest ja evolutsioonilisest faktorist: kui liigid on eristunud miljoneid aastaid tagasi, on ristumise tõenäosus väike, kui aga lähemas minevikus, on tõenäosus suurem. Ökoloogiline faktor on oluline lähedas suguluses olevatel liikidel, mille vahel esineb hübriidiseerumine sagedamini. Inimtegevus ning kliimamuutused toovad kokku liigid, mis varem olid lahus, ning loovad võimaluse nende vaheliseks hübriidiseerumiseks (Abbott & Rieseberg, 2012; Hegarty, 2012).

Peale ökoloogilise ja evolutsioonilise faktori reguleerivad hübriidisatsiooni sagedust elupaikade häiringud. Hübriidiseerumist on tihti seostatud elupaikadega, mis on mõjutatud inimtegevusest. Üheks inimtegevuse tagajärjeks võib olla liigi introductseerimine uude elukohta (Abbott & Rieseberg, 2012). 18. sajandi alguses toodi Sitsiiliast Suurbritanniasse liik *Senecio squalidus* ($2n = 20$), mida alguses kasvatati ilutaimena. Sajandi lõpuks muutus liik invasiivseks ning laiendas oma levikut üle terve Suurbritannia. *Senecio squalidus* hübriidiseerub sagedaselt loodusliku liigiga *S. vulgaris* ($2n = 40$) ning selle tulemusena moodustub steriilne triploid ($2n = 30$) või väga harva viljakas tetraploid. Praeguste andmete põhjal on kindel, et nende kahe liigi omavahelisest hübriidiseerumisest on

moodustunud kolm stabiilset hübriidide rühma: *S. vulgaris* var. *hibernicus*, allotetraploid *S. eboracensis* ja alloheksaploid *S. cambrensis* (Abbott *et al*, 2003).

Teiseks inimtegevuse tagajärjeks, mis reguleerib hübriidiseerumise sagedust, on liikide looduslike elupaikade häirimine. Põhja-Saksamaal läbi viidud uuringus leiti, et *Rorippa* perekonda kuuluvate liikide *R. amphibia*, *R. palustris* ning *R. sylvestris* vahel esineb sage hübriidiseerumine kraavide äravoolukohtades (Bleeker & Hurka, 2001). Arvatakse, et häiringutest mõjutatud elupaikades on hübriididel kergem elada, sest on vähenenud konkurents teiste liikidega ning on tekkinud palju erinevaid elupaiku, mille hõivamine on hübriididel edukam (Abbott & Riseberg, 2012).

Hübriidiseerumise sagedus sõltub (Mallet, 2005):

- isolatsioonimehhanismidest. Erinevate liikide vahel esinevad reproduktiivsed isolatsioonimehhanismid, mis on moodustunud loodusliku valiku käigus, et takistada liikide segunemist;
- ajast, mil kaks liiki lahknesid. Kui liigid on lahknenud hiljuti, võivad isolatsioonimehhanismid olla mittetäielikud ning hübriidiseerumine esineb sagedamini;
- taksonspetsiifilistest erinevustest: mõned taimerühmad hübriidiseeruvad rohkem. Sagedaselt hübriidiseeruvaid perekondi iseloomustab mitmeaastane eluviis, putuktolmlemine ja suguline paljunemine (Judd *et al*, 2002).

Taimed, millel esineb iseviljastumist, hübriidiseeruvad vähem kui need, mis paljunevad suguliselt. Peale selle on äärealade isendid ja populatsioonid palju enam avatumad võõrastele liikidele ning seetõttu on nendel suurem tõenäosus hübriidiseerumiseks (Abbott & Rieseberg, 2012).

Whitney *et al* (2010) uurisid andmeid kaheksa erineva regiooni floora kohta, mis hõlmas 282 sugukonda, 3212 perekonda ning 37 000 liiki ja leiti, et liikidevahelisi hübriide esineb 40% sugukondadest ja 16% perekondadest. Erinevates regioonides oli hübriidiseerumine ühtlaselt jaotunud, küll aga erines see sugukondades. Näiteks sugukondades *Urticaceae*, *Santalaceae* ja *Hydrocharitaceae* ei esinenud hübriidiseerumist. Sugukonnad, milles hübriidiseerumine esines sagedasti, olid *Aspleniaceae*, *Dennstaedtiaceae* ja *Phyllanthaceae* (Whitney *et al*, 2010).

Eelnevas uuringus on mainitud, et leitud hübriidiseerumise ulatus on tegelikult olukorrast väiksem, sest kõiki hübriidiseerumise juhuseid ei ole tuvastatud. Hetkel olemasolevaid protsesse on lihtsam avastada kui vanu ja kui moodustunud hübriid on vanemliikidest fenotüübiliselt väga erinev või üks vanemliikidest on välja surnud, siis ei kahtlustata hübriidiseerumist (Whitney *et al*, 2010).

Liikidevahelised hübriidid on looduses ühed huvipakkuvaimad organismid, sest nad ei vasta liigi definitsioonile, mille kohaselt üks liik ei ristunud teise liigiga. Paljudel juhtudel on see tõsi, sest moodustunud hübriidid on steriilsed ning ei saa järglasi. Samas kui mõlemad vanemliigid on piisavalt sarnased, võivad tekkida viljakad hübriidid (Abbott & Rieseberg, 2012).

Hübriidide tuvastamine

Ajalooliselt on hübriidliikide uurimisel vaadeldud isendi fenotüüpi, näiteks õite värvust ja sümmeetriat või seemnete idanevust, või uuriti mikroskoobis kromosoomide paardumist meioosis, kus hinnati hübriidiseeruvate liikide erinevust: mida erinevamad liigid, seda halvemini kromosoomid paarduvad (Rieseberg *et al*, 2000; Hegarty & Hiscock, 2005). Enamus andmeid hübriididest pärinevad herbaariumi kollektsioonidest või looduslikest populatsioonidest. Hübriidide morfoloogiline vaatlus võib olla raskendatud, sest vanemliikidest päritud varieeruvus või mutatsioonid näiteks õite värvust muutvates geenides võivad luua välimuse, mis sarnaneb hübriidiga. Seetõttu on tänapäeval levinud molekulaarsed meetodid, mis võimaldavad täpsemat analüüsi (Mallet, 2005).

Liikidevahelist geneetilist varieeruvust peetakse oluliseks erinevates populatsiooni-geneetika uuringutes ja selleks kasutatakse laialdaselt molekulaarseid markereid. Ideaalsed markerid on neutraalsed ja piisavalt varieeruvad (Charlesworth, 2003). Varasemates uuringutes kasutati enamasti isosüüme (ensüümid, mis katalüüsivad sama reaktsiooni, kuid erinevad omavahel aminohappelise järjestuse poolest). Need on liigispetsiifilised markerid, mis esinevad vanemliikides, kui ka hübriidides (Hegarty & Hiscock, 2005). Isosüüme tehnika abil saab määrata erinevate populatsioonide liikidevahelist geneetilist mitmekesisust, heterosügootsuse taset, looduslike ja inimloodud populatsioonide erinevust ja inbriidingu depressiooni (Brown & Moran, 1981). Isosüümidega on hübriide tuvastatud näiteks perekonnas *Rorippa*, kus testiti hübriidiseerumist liikide *R. amphibia*, *R. palustris* ja *R. sylvestris* vahel (Bleeker & Hurka, 2001). Nende abil on tuvastatud ka *Carex flava* erinevate populatsioonide vahelised hübriidid (Blackstock & Ashton, 2010), *Senecio* liikide hübriidiseerumine (Abbott *et al*, 2003) ja *Tolmiea menziesii* autopolüploidne päritolu liigist *T. diplomenziesii* (Judd *et al*, 2007).

Tänapäeval on isosüümid asendatud erinevate DNA markeritega. Nendeks võivad olla näiteks restriktiooni fragmentide pikkuse polümorfismid (RFLP), mida on kasutatud liikide *Tragopogon mirus* ja *T. miscellus* hübriidse tekke tuvastamisel. Lisaks kasutatakse tuuma või kloroplasti mikrosatelliite ehk lühikesi tandeemseid järjestusi (SSR). Mikrosatelliite on kasutatud eukalüptide hübriidiseerumise määramiseks (Pollock *et al*,

2012), *Rosa mollis* ja *R. rugosa* vahelise hübriidisatsiooni tuvastamiseks (Kellner et al, 2012) ja *Rhinanthus* liikide puhul (Ducarme & Wesselingh, 2012). Peale selle kasutatakse DNA-DNA hübriidisatsioonil põhinevaid markereid, näiteks cDNA-SSCP (üheaheelalise DNA konformatsiooniline muutus) või cDNA-AFLP (amplifitseeritud fragmentide pikkuse polümorfismid). Hetkel on levinud veel mikrokiipide kasutamine ja *in situ* kromosoomide värvimine. Tavaliselt kasutatakse mitut molekulaarset markerit korraga, näiteks RFLP ning ITS järjestuse analüüsi, sest see võimaldab vahet teha väga lähedas suguluses olevate liike vahel (Hegarty & Hiscock, 2005). DNA-põhistest meetoditest kasutatakse veel RNA geeniklastrite sisemist transkribeeritavat speisserit (*internal transcribed spacer*- ITS) ning geenisisest speisserit (*intergenic spacer*- IGS). Geeniklastrid on head markerid, sest neid järjestusi transleeritakse, aga ei transkribeerita ning seetõttu muutuvad nad võrreldes geenidega kiiremini ning sisaldavad rohkem mutatsioone (Hegarty & Hiscock, 2005). ITS järjestuse abil on uuritud perekonda *Viola*, kus tuvastati hübriidiseerumine *V. jaubertiana* ning *J. alba* subsp. *dehnhardtii* vahel (Conesa et al, 2008).

Loodusliku hübriidisatsiooni rollid taimeriigis

Looduslikul hübriidisatsioonil on taimeriigis kaks vastandlikku rolli: see võib suurendada või hoopis vähendada looduslikku mitmekesisust (Abbott *et al*, 2013).

Loodusliku mitmekesisuse suurendamine

Hübriidide moodustumisel satuvad kokku kaks genoomi, mis on kohastunud erinevateks vajadusteks, ning seal tekkinud geenikombinatsioonid võivad olla kasulikud või kahjulikud (Hegarty, 2012). Uued geenikombinatsioonid, mis mõjutavad hübriidide kohasust, ei ole vanemliikide populatsioonides loodusliku valiku poolt läbi proovitud. On kaks erinevat mehhanismi, mis võivad mõjutada hübriidide kohasust. Esiteks võivad kokku sattuda erinevad alleelid võrreldes vanemliikide populatsioonidega ning mõni genotüüp on kohasem. Näiteks +++ – ja – – –+ võivad luua ++++ ja – – – –. Teiseks võivad uued fenotüübid moodustuda omavahel sõltumatult fikseerunud alleelide koosmõjust erinevates populatsioonides (Abbott *et al*, 2013).

Kohasuse muutumine võrreldes vanematega ning uued kombinatsioonid võimaldavad hübriididel kasvada ekstreemsemates kohtades ning suurendada sealset liigilist mitmekesisust. Põhja-Ameerikas on omavahel hübriidiseerunud *Helianthus annuus* ja *H. petiolaris* ning tulemuseks on saadud kolm uut liiki: *H. anomalus*, *H. deserticola* ja *H. paradoxus*. Eelnimetatud liigid on moodustunud 60 000 – 200 000 aastat tagasi ning on reproduktiivselt eristunud oma vanemliikidest nii kromosomaalsete kui ka ökoloogiliste barjääridega. Need kolm hübriidliiki asustavad elukohti, kus nende vanemad ei esine. Vanemliigid kasvavad keskmiselt savikatel ja kuivadel liivastel muldadel, hübriidid kasvavad moodustuvatel liivadüünidel, kõrbetes ja soolastel aladel (Abbott & Rieseberg, 2012; Abbott *et al*, 2010).

Peale selle, et uued geenikombinatsioonid mõjutavad hübriidide võimet asustada erinevaid elupaiku, suurendab see nende morfoloogilist erinevust ja allosüümide mitmekesisust. Uuringus, kus vaadeldi hübriidiseerumist liikide *Cypripedium pubescens* ja *C. candidum*

vahel, analüüsiti 44 morfoloogilist tunnust ja 21 allosüümi lookust populatsioonides, kus kasvasid kas *C. pubescens* või *C. candidum* ning populatsioonides, kus kasvasid mõlemad liigid korraga. Kõige suurem varieeruvus oli populatsioonides, kus esinesid mõlemad eelnimetatud liigid (Rieseberg & Wendel, 1993; Klier *et al*, 1991).

Hübriidiseerumise mõju looduslikule mitmekesisusele ulatub kaugemale kui vaid ühele liigile. Lisaks uudsetele kombinatsioonidele, mõjutab hübriidiseerumine taimede ja herbivooride ning taimede ja patogeenide vahelisi suhteid (Soltis, 2013).

Hübriidisatsiooni omadust viia soovitud tunnuseid ühest liigist teise kasutatakse ära kultuurtaimede aretamisel. Kõrreliste sugukonda kuuluvad *Aegilops* ja *Triticum* perekonnad hübriidiseeruvad omavahel sagedasti ning selle tulemusel on moodustunud eraldi nisu grupp. Sinna kuuluvad näiteks alloheksaploidne pehme nisu (*T. aestivum*), mille genoom on moodustunud kolmest erinevast liigist, ning allotetraploidne kõva nisu (*T. durum*) (Feldman & Levy, 2012).

Loodusliku mitmekesisuse vähenemine

Loodusliku mitmekesisuse vähenemine on eriti oluline haruldaste ja endemsete taimede puhul. Haruldaste taimede hübriidiseerumist laialt levinud sugulasliikidega soodustavad samade elupaikade eelistus, reproduktiivsete barjääride mittetäielik toimimine ning sugulasliigi arvuline ülekaal või suurem viljakus. Mitmekesisuse kaoks on mitu võimalust. Esiteks võib toimuda haruldase liigi geneetiline assimilatsioon laialt levinud sugulasliigi sisse, mille tõttu väheneb haruldase liigi genotüüpide ja fenotüüpide mitmekesisus. Teiseks võib haruldase liigi kohasus väheneda autbriidingu depressiooni tõttu. Sellest tulenevalt liigi reproduktiivne potentsiaal toota järglasi väheneb või on tekkivatel järglastel väike viljakus (Ellstrand, 1992; Arnold, 1997).

Näiteks, Baleaari saartel kasvab endemne liik *Viola jaubertiana*, mille populatsioonisuurused on piiratud elupaikade fragmenteerumise tõttu. *Viola jaubertiana* hübriidiseerub laialt levinud liigiga *V. alba* subsp *dehnhardtii* ning on moodustunud hübriid *V. x balearica*, mis hõivab endemse *V. jaubertiana* elukohti (Conesa *et al*, 2008).

Lisaks võib toimuda kahe liigi kokkusulamine, mille käigus võib kaduda üks liik. Kui moodustunud hübriidid on viljakad ja elujõulised ning esineb edasine võimalus

hübriidiseerumiseks, võib ulatusliku geenivoolu tulemuseks olla ühe hübriidiseeruva liigi kadumine teise liigi sisse (Chapman & Burke, 2007).

Hübriidiseerumisel toimuv kahe liigi ühte sulandumine võib esineda ka introdutseeritud liikide puhul. Näiteks, 1970. aastatel introdutseeriti *Spartina alterniflora* Põhja-Ameerika idarannikult läänerannikule ning taimeliik hübriidseerus seal kohaliku liigiga *S. foliosa*. Üks osa moodustunud hübriididest tõrjus välja kohaliku liigi, sest hübriidid hõivasid *S. foliosa* elupaigad, tootsid rohkem seemneid ning viljastasid enamuse taimedest. Hübriidiseerumisel on moodustunud kaks hübriidliiki: *S. x townsendii* ja *S. x neyrautii*. Lõpptulemuseks võib *S. foliosa* välja surra ning selle asemel kasvavad edasi hübriidid (Ayres *et al.*, 2004; Abbott & Rieseberg, 2012).

Hübriidiseerumisel tuleb vahet teha hiljutistel populatsioonidel, kus võib veel esineda geenivool vanemliikidega, ning vanadel stabiliseerunud populatsioonidel, mis on vanemliikidest eristunud reproduktiivsete isolatsioonimehhanismidega. Stabiliseerunud populatsioonidel võib geenitriivi või populatsiooni pudelikaelade tõttu väheneda geneetiline varieeruvus võrreldes vanemliikidega. Näiteks eelpool kirjeldatud *Helianthus* liikidel on kolmel uuel hübriidsel liigil vähenenud polümorfsete lookuste arv: liigid *H. deserticola* ning *H. paradoxus* olid polümorfsed ühel lookusel seitseteistkümnest ning *H. anomalus* kolmel. Vanemliigid *H. annuus* ja *H. petiolaris* olid polümorfsemad ning lookused olid vastavalt neli ja seitse (Rieseberg & Wendel, 1993).

Loodusliku hübriidisatsiooni tagajärjed

Hübriidisatsioon on keeruline protsess, millel on mitu erinevat tagajärge: see võib tugevdada reproduktiivseid isolatsioonimehhanisme, võib moodustuda stabiilne hübriidide parv, suurendada või vähendada hübriidi kohasust ning panna aluse uuele liigile (Judd *et al*, 2002).

Hübriidide kohasuse muutumine

Inbriidingu depressioon on hübriidide madalam kohasus võrreldes vanemliikidega, mis tuleneb populatsioonide geneetilisest sarnasusest. Inbriiding ei muuda alleelisagedusi, vaid suurendab homosügootsete genotüüpide osakaalu populatsioonis. Arvatakse, et kahjulikud retsessiivsed alleelid satuvad homosügootsesse olekusse ning nende mõju avaldub koheselt (Edmands, 2007). Peale selle väheneb järglaste viljakus (Charlesworth & Willis, 2009) ning muutub looduslik mitmekesisus: kõrge homosügootsuse tase vähendab populatsiooni efektiivset suurust ja rekombinatsiooni sagedust. Samuti suurendab isendite- ja populatsioonidevahelist eraldatust (Charlesworth, 2003).

Uuringus, mis viidi läbi hariliku käoraamatu (*Gymnadenia conopsea*) kahe erineva suurusega populatsiooniga, leiti, et mõlemad populatsioonid kannatavad inbriidingu depressiooni käes: vähenenud oli nii seemnetoodang kui seemnete idanevus. Peale selle esines suuremal populatsioonil 1,6 km kaugemal asuva populatsiooniga ristumisel autbriidingu depressioon (Sletvold, 2012).

Üheks viisiks, kuidas tõsta inbriidingu depressioonis oleva populatsiooni kohasust, on uue geneetilise materjali sissetoomine. Erinevatest populatsioonidest pärit isendite ristumisel tõuseb hübriidide kohasus ning selle fenomeni taga on heteroos. Heteroos ilmneb hübriididel, kui retsessiivsed kahjulikud alleelid on heterosügootses olekus (Pekkala *et al*, 2012).

Kuid, väga erinevatest populatsioonidest pärit isendite ristumise tagajärjel võib tekkida ka autbriidingu depressioon, mis väljendub hübriidide madalamas kohasuses võrreldes

vanemliikidega. Populatsioonidevaheline ristumine lõhub välja kujunenud geeni-kompleksid või toob kokku kahjulikud alleelid (Pekkala *et al*, 2012).

Autbriidingu depressiooni tõenäosus kahe populatsiooni vahel tõuseb, kui populatsioon omab vähemalt ühte alljärgnevatest omadustest (Frankham, 2011):

- liigid on erinevad;
- liikidel on fikseeritud kromosomaalsed erinevused;
- liik ei ole geneetilist materjali vahetanud viimase 500 aasta jooksul;
- asustavad erinevaid elukohti.

Sellele vastupidiselt autbriidingu depressioon väheneb, kui populatsioonidel on sama karüotüüp, on vahetanud geneetilist materjali viimase 500 aasta jooksul ning asustavad sarnaseid elukohti (Frankham, 2011).

Reproduktiivsete isolatsioonimehhanismide tugevdamine

Hübriidsatsiooni tulemusena võivad tugevneda reproduktiivsed isolatsioonimehhanismid, mis takistavad taimede omavahelist ristumist. Need barjäärid moodustuvad ajal, mil ruumilise isolatsiooni tõttu puudub kahe liigi vahel geenivool (Abbott *et al*, 2013). Isolatsioonimehhanisme liigitatakse vastavalt nende toimeajale ehk siis enne tolmemdamist, pärast tolmemdamist ja enne viljastamist ning pärast viljastamist. Enne tolmemdamist võivad erineda taimede õitsemisajad, pärast tolmemdamist on soositud geneetiliselt sarnasema tolmutera areng. Pärast viljastamist peab taim jagu saama mitmetest takistustest (Judd *et al*, 2002):

- arenenud sügoot või embrüo võib surra juba emakas;
- hübriidid ei suuda elada nii kaua, et anda järglasi või puudub neile sobiv kasvukeskkond;
- hübriididel puuduvad sobivad tolmendajad;
- hübriidid võivad olla steriilsed ebaõnnestunud kromosoomide paardumise tõttu meiosis. Tulemuseks saadakse mittetoimivad gameedid;
- hilisemate põlvkondade hübriidid võivad olla kidurad või steriilsed.

Rootsis viidi läbi uurimus hariliku käoraamatu (*Gymnadenia conopsea*) mikrosatelliit järjestustega ning sealt selgus, et õitsemissaja järgi on eristunud mitu rühma: väga varajased, varajased keskmised, varajased hilised ning hilised õitsejad. Hilisel grupil on kujunenud tugev barjäär hübriidisatsiooni vastu ja nad on geneetiliselt eraldiseisvad ning vähem mitmekesised (Lönn *et al*, 2006).

Hübriidide parve kujunemine

Hübriidide parv on hübriidide populatsioon, mis on säilinud kauem kui vaid esimene hübriidne põlvkond (Nolte & Tautz, 2010). Sellisel juhul on tegu introgressiooniga, mis on geneetilise materjali levik ühest liigist teise korduva tagasiristumise kaudu (Rieseberg & Wendel, 1993). Introgressiooni tulemusena moodustuvad isendid, mis meenutavad rohkem ühte vanemliiki, aga omavad kindlaid tunnuseid teiselt vanemliigilt. Kui hübriidsed geenikombinatsioonid fikseeruvad, tekivad stabiilsed hübriidid (Abbott & Rieseberg, 2012).

Toimuv introgressioon võib olla ühesuunaline, kus vaid ühe liigi geneetiline materjal liigub teise, või kahe-suunaline, kus mõlemad liigid vahetavad omavahel geneetilist materjali (Judd *et al*, 2002). Kahe orhideeliigi *Cypripedium candidum* ja *C. pubescens* hübriidiseerumisel analüüsiti erinevaid allosüümide lookuseid ning avastati, et nende liikide kattuvates populatsioonides on kahe-suunaline introgressioon (Klier *et al*, 1991).

Uue liigi teke

Hübriidiseerumine võib aeglustada liikide eristumist, sest see laseb toimuda geenivoolul ning geenide ümberkombineerumisel, või kiirendada liigiteket adaptiivse introgressiooni ja peaaegu hetkelise polüploidide moodustumise teel. Hübriidiseerumine aitab kaasa liigitekkele uute hübriidsete taksonite moodustamise kaudu, samal ajal kui mõne lookuse introgressioon soodustab kohastumuslikku erinemist ning lihtsustab liigiteket (Abbott *et al*, 2013).

Hübriidne liigiteke saab toimuda kolmel erineval viisil, mida saab näha ka lisast nr 1. Homoploidne liigiteke toimub kahe erineva liigi hübriidiseerumisel ning moodustunud

homoploidid on sama kromosoomide arvuga kui vanemliigid. Polüploidse liigitekke saab jagada kaheks: allo- ja autopolüploidne liigiteke. Allopolüploidid moodustuvad erinevatest liikidest pärist isendite hübriidisatsioonil, millele järgneb geneetilise materjali kordistumine. Autopolüploidid tekivad sama liigi erinevatest populatsioonidest pärit isendite hübriidisatsioonil, millele järgneb geneetilise materjali kordistumine (Soltis & Soltis, 2009).

Hübriidne liigiteke võib toimuda korduvalt erineval ajal ning erinevas geograafilises piirkonnas, mille tõttu võivad samade taksonite hübriidiseerumise tulemusena tekkida morfoloogiliselt erinevad isendid (Hegarty & Hiscock, 2005). Suurbritannias on omavahel hübriidiseerunud kohalik liik *Senecio vulgaris* introdutseeritud liigiga *S. squalidus* vähemalt kahel korral ning on moodustunud kaks erinevat populatsiooni, mis kuuluvad liiki *S. cambrensis* (Abbott & Lowe, 1996). Peale selle on vähemalt kolmel korral moodustunud liik *Helianthus anomalous* (Schwarzbach & Rieseberg, 2002).

Hübriidne liigiteke on võrreldes tavalise liigitekkega palju kiirem. Tavalisel viisil reproduktiivsete isolatsioonimehhanismide kaasabil moodustub uus liik mitme tuhande põlvkonna jooksul. Hübriidne polüploidne liik vajab aga ühte või kahte põlvkonda. Homoploidne liigiteke võib aega võtta 60 põlvkonda (Rieseberg & Willis, 2007).

Hübriidid peavad ületama mitu takistust, enne kui saavad stabiliseeruda. Nendeks takistusteks võivad olla (Judd *et al*, 2002):

- elujõuetus: kui hübriidid ei ela piisavalt kaua, et anda järeltulijad;
- sobivate tolmeldajate puudus;
- steriilsus: kromosoomid ei paardu meioosis korralikult.

Hübriidide stabiliseerumine sõltub kohasusest elada vanemliikidega samal või mujal elupaigas (Abbott & Rieseberg, 2012):

1. kui hübriidid on kohasemad kui vanemtaimed, asenduvad need peagi hübriididega;
2. kui hübriidid on vähem kohasemad kui vanemtaimed, surevad hübriidid välja;
3. kui hübriidi kohasus on piiratud kasvukeskkonnast, eksisteerivad nii hübriidid kui ka vanemtaimed.

Wood *et al* (2009) uuringus hinnati polüploidide tekkesagedust. Kasutati teadaolevaid andmeid paljudest tsütogeneetilistest ja fülogeneetilistest andmebaasidest ning saadi teada,

et 15% õistaimede liigitekket on seotud genoomi polüploidiseerumisega (Wood *et al*, 2009).

Polüploidide moodustumine

Polüploidide tekkeks on kolm peamist moodust (Abbott & Rieseberg, 2012; Mallet, 2007):

1. diploidse hübriidi somaatilise raku ($2n$) genoomi kahekordistumine, millele järgneb iseviljastumine ning tetraploidide ($4n$) moodustumine;
2. kahe redutseerimata ($2n$) gameedi ühinemine, moodustub tetraploid ($4n$);
3. normaalse haploidse (n) gameedi ühinemine redutseerimata ($2n$) gameediga, mille tulemusel moodustuvad triploidid ($3n$). Triploidid on harilikult steriilsed, aga moodustavad harva redutseerimata triploidseid gameete, mis ühinedes haploidse gameediga annavad tetraploidseid järglasi.

Allopolüploidide moodustumine

Allopolüploidide tekkeks läheb vaja diploidseid liike, millel on eraldiseisev genoom, nende liikide omavahelist hübriidiseerumist ning mehhanismi, mis tõstaks hübriidide viljakust, et saada võimalikult palju allopolüploidseid isendeid. Kui üks neist eeldustest puudub, on allopolüploidide tekketõenäosus väga väike (Chapman & Burke, 2007).

Allopolüploidne liigiteke on väga kiire ning selle kaudu on moodustunud viimase kahe sajandi jooksul mitu uut liiki (Abbott & Soltis, 2012). Euroopast introdutseeriti Põhja-Ameerikase kolm diploidset ($2n = 12$) liiki: *Tragopogon dubius*, *T. pratensis* ja *T. porrifolius*. Viimase 80 aasta jooksul on nende hübriidiseerumise tulemusena moodustunud kaks uut allotetraploidset ($2n = 24$) liiki: *T. mirus* ja *T. miscellus*, mida saab näha lisas nr 2. Moodustunud liigid on eristunud vanemliikidest nii morfoloogiliselt kui ka reproduktiivsete isolatsioonimehhanismidega, sest ristumise tulemusel moodustuksid steriilsed triploidid (Judd *et al*, 2002; Soltis *et al*, 2004).

Introdutseeritud liikide näitel saab jälgida reproduktiivsete isolatsioonimehhanismide mittetoimimist, sest uuele alale sisse viidud liigil puuduvad talle omased tolmendajad. Liigi ellujäämine sõltub teiste liikide tolmendajatest, millest mõned külastavad uut liiki ning soodustavad hübriidiseerumist. Peale selle võib liigi introdutseerimine muuta liigi fenoloogiat, mis kajastub erinevas õitsemisajas ning võimaldab õitsemisaegade kattumist sugulasliikidega. *Tragopogon* liikide puhul on oluline veel see, et nende vanemliigid on

teada ja neid saab kasutada korduva ja hiljutise hübriidiseerumise uurimisel (Soltis & Soltis, 2009).

Genoomi ühinemine ning kahekordistumine toob allopolüploididel kaasa mitmeid muutusi (Abbott & Rieseberg, 2012):

- moodustub kohene reproduktiivne barjäär hübriidi ja vanemliikide vahel;
- võib kaasa tuua heteroosi püsijäämise ka järgmistes põlvkondades;
- suurendab geneetilist mitmekesisust hübriidi ja vanemliigi vahel.

Geneetilised muutused, mis toimuvad vanemliikide ja hübriidi vahel, võivad olla kromosoomide ja DNA aluspaaride ümberkorraldused, transposoonide ehk liikuvate DNA elementide hüppamine, epigeneetilised muutused, kahekordistunud geenide vaigistamine ja geeniekspressiooni muutus raku erinevates arengujärgkutes. Need muutused mõjutavad taime biokeemilisi, morfoloogilisi ning arengulisi omadusi, mis suurendavad hübriidide elupaikade tolerantsust ning võimaldavad hübriididel asustada kohti, kus puuduvad mõlemad vanemad (Abbott & Rieseberg, 2012).

Autopolüploidide moodustumine

Autopolüploidid moodustuvad sama liigi erinevatest populatsioonidest pärit isendite vahel, millele järgneb genoomi kordistumine. Arvatakse, et allopolüploidid on looduses edukamad kui autopolüploidid, sest erinevatest liikidest pärit isendid loovad ekstreemsemaid geenikombinatsioone. See võib olla ehk põhjuseks, miks autopolüploidseid liike märgatakse vähem kui allopolüploide (Abbott & Rieseberg, 2012; Soltis & Soltis, 2009). Peale selle jäetakse autopolüploididel sama liiginimetus nagu on nende vanemliigil, kuigi nad on eristunud vanemliigist mitmel tunnusel (Soltis & Soltis, 2009). Siiski mõned autopolüploidid on tunnistatud oma vanemliikidest eraldiseisvateks. Üheks selliseks liigiks on Põhja-Ameerikas kasvav autotetraploidne *Tolmiea menziesii* ($n = 28$) ja diploidne *T. diplomenziesii* ($n = 14$) (Judd *et al.*, 2007).

Homoploidide moodustumine

Homoploidne liigiteke on tunduvalt harvem kui polüploidne liigiteke, sest homoploidide ja nende vanemliikide vahel ei moodustu koheselt reproduktiivset barjääri (Abbott & Rieseberg, 2012).

Hetkel on maailmas umbes 20 kindlat homoploidset hübriidi, aga neid on raske märgata ning neid võib eksisteerida palju ulatuslikumalt. Üheks kõige uuritumaks näiteks on Põhja-Ameerikas Louisianas esinevad iirised. Omavahel hübriidiseeruvad *Iris fulva*, *I. hexagona* ja *I. brevicaulis* ning selle tulemusel on moodustunud *I. nelsonii*. *Iris fulva* kasvab madalas vees ojade varjulistel kallastel, *I. hexagona* kasvab päikese käes ja sügavamas soovees ning *I. brevicaulis* kasvab kuivematel karjamaadel ja metsades. Hübriidne *I. nelsonii* elupaigad on kombineeritud kolmest vanemliigist ning suudab kasvada sügava veega varjulistes küpressi soodes (Gross & Rieseberg, 2005).

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli anda lühiülevaade hübriidiseerumisest: selle rollidest ja tagajärgedest taimeriigis. Hübriidisatsioonil on taimede evolutsioonis tähtis roll, sest see panustab uute liikide moodustamisesse. Uued geneetilised kombinatsioonid, mis tekivad lühikese aja jooksul pärast nende moodustumist, tekitavad looduslikku mitmekesisust. Hübriidisatsioonil on peale mitmekesisuse loomise ka seda vähendav roll, mille käigus võib toimuda ühe liigi geneetiline assimilatsioon laialt levinud teise liigi sisse. Eriti oluline on see haruldaste või endeemsete taimeliikide puhul.

Peale oma mitmete rollide taimeriigis on hübriidisatsioonil evolutsiooniliselt tähtsaid tagajärgesid, näiteks reproduktiivsete isolatsioonimehhanismide tugevnemine, mistõttu väheneb kahe liigi vaheline geenivool. Lisaks mõjutab hübriidiseerumine moodustuva hübriidi kohasust: seda tõstab heteroos ning langetavad autbriingu depressioon ning inbriidingu depressioon.

Hübriidisatsiooni uurimine on põnev, sest moodustuvad hübriidid ei allu liigi definitsioonile, mille kohaselt üks liik ei ristunud teise liigiga. Peale selle on hübriidiseerumine oluline kultuurtaimede aretamisel, kus soovitud tunnuseid saab ühest liigist teise üle kanda.

Summary

The role and consequences of natural hybridization in plants

Natural hybridization is mating between unrelated individuals. Hybridization has been seen as a rule rather than the exception and it is common in 25% of plant species. The frequency of hybridization may vary across different regions and plant families, and it depends on a variety of ecological and evolutionary factors. If species have diverged a long time ago, interspecific mating is unlikely to happen. Mating system has also an important effect: outcrossers hybridize more often compared to selfcrossers.

Hybridization has two different roles. On the one hand, it may create diversity and on the other hand, it may destroy it. Diversity is created with new genetic combinations and it affects the fitness of hybrids. Hybridization is especially dangerous to rare and endemic species, because hybridization may contribute to their disappearing through genetic assimilation.

Hybridization is followed by rapid genomic changes and they may occur in the hybrids after few generations. These rapid changes contribute to the the succesful establishment of hybrid lineages. Hybrids usually live in extreme habitats compared to their parents and they are more easily established in disturbed habitats.

The most important consequence of hybridization is speciation. It may occur in three different ways. Homoploid speciation is interspecific hybridization without a change in ploidy, allopolyploid speciation is interspecific hybridization accompanied by ploidy increase and autopolyploid speciation is intraspecific hybridization followed by increase in ploidy.

The purpose of this paper was to give a short overview of hybridization and discuss the roles and consequeces of hybridization in plant species.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajat Tatjana Oja, kes oli mulle töö kirjutamisel suureks abiks ning kelle asjakohaste nõuanneteta ei oleks ma hakkama saanud.

Kasutatud kirjandus:

- Abbott, R., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J. W., Baird, S. E. J., Bierne, N., Boughmann, J., Brelsford, A., Buerkle, C. A., Buggs, R., Butlin, R. K., Dieckmann, U., Eroukhmanoff, F., Grill, A., Cahan, S. H., Hermansen, J. S., Hewitt, G., Hudson, A. G., Jiggins, C., Jones, J., Keller, B., Marczewski, T., Mallet, J., Martinez-Rodriguez, P., Möst, M., Mullen, S., Nichols, R., Nolte, A. W., Parisod, C., Pfenning, K., Rice, A. M., Ritchie, M. G., Seifert, B., Smadja, C. M., Stelkens, R., Szymura, J. M., Väinöla, R., Wolf, J. B. W. & Zinner, D. 2013. Hybridization and speciation.- *Journal of Evolutionary Biology* 26: 229- 246.
- Abbott, R. J., James, J. K., Milne, R. I. & Gillies, A. C. M. 2003. Plant introductions, hybridization and gene flow.- *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 358: 1123- 1132.
- Abbott, R. J. & Lowe, A. J. 1996. A review of hybridization and evolution in British *Senecio*.- In: Hind, D. J. N. & Beentje, H. J (ed.), *Compositae: systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew. Royal Botanic Gardens, Kew*, pp. 679- 689.
- Abbott, R. J. & Rieseberg, L. H. 2012. Hybrid speciation.- *Encyclopedia of Life Sciences*. DOI: 10.1002/9780470015902.a0001753.pub2.
- Arnold, M. L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*.- Oxford University Press, New York.
- Ayres, D. R., Zaremba, K. & Strong, D. R. 2004. Extinction of a common native species by hybridization with a invasive congener.- *Weed Technology* 18: 1288- 1291.
- Blackstock, N. & Ashton, P. A. 2010. Genetic markers and morphometric analysis reveal past hybridization and introgression in putative *Carex flava* L. s.st. (*Cyperaceae*) hybrid populations.- *Plant Systematics and Evolution* 287: 37- 47.
- Bleeker, W. & Hurka, H. 2001. Introgressive hybridization in *Rorippa* (*Brassicaceae*): gene flow and its consequences in natural and anthropogenic habitats.- *Molecular Ecology* 10: 2013- 2022.

- Brown, A. H. D. & Moran, G. F. 1981. Isozymes and the Genetic Resources of Forest Trees.- In: Conkle, M. T. (ed.), Proceedings of the Symposium on Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, California, pp. 1- 10.
- Chapman, M. A. & Burke, J. M. 2007. Genetic divergence and hybrid speciation.- *Evolution* 61: 1773- 1780.
- Charlesworth, D. 2003. Effects of inbreeding on the genetic diversity of populations.- *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 358: 1051- 1070.
- Charlesworth, D. & Willis, J. H. 2009. The genetics of inbreeding depression.- *Nature Reviews Genetics* 10: 783- 796.
- Conesa, M. À., Mus, M. & Roselló, J. A. 2008. Hybridization between insular endemic and widespread species of *Viola* in non-disturbed environments assessed by nuclear ribosomal and cpDNA sequences.- *Plant Systematics and Evolution* 273: 169- 177.
- Ducarme, V. & Wesselingh, R. A. 2012. Outcrossing rates in two self-compatible, hybridising *Rhinanthus* species: implications for hybrid formations.- *Plant Biology* 15: 541- 547.
- Edmands, S. 2007. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding depression for conservation and management.- *Molecular Ecology* 16: 463- 475.
- Ellstrand, N. C. 1992. Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics.- *Oikos* 63: 77- 86.
- Feldman, M. & Levy, A. A. 2012. Genome Evolution Due to Allopolyploidization in Wheat.- *Genetics* 192: 763- 774.
- Gross, B. L. & Rieseberg, L. H. 2005. The Ecological Genetics of Homoploid Hybrid Speciation.- *Journal of Heredity* 96: 241- 252.
- Hegarty, M. J. & Hiscock, S. J. 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies.- *New Phytologist* 165: 411- 423.
- Hegarty, M. J. 2012. Invasion of the hybrids.- *Molecular Ecology* 21: 4669- 4671.

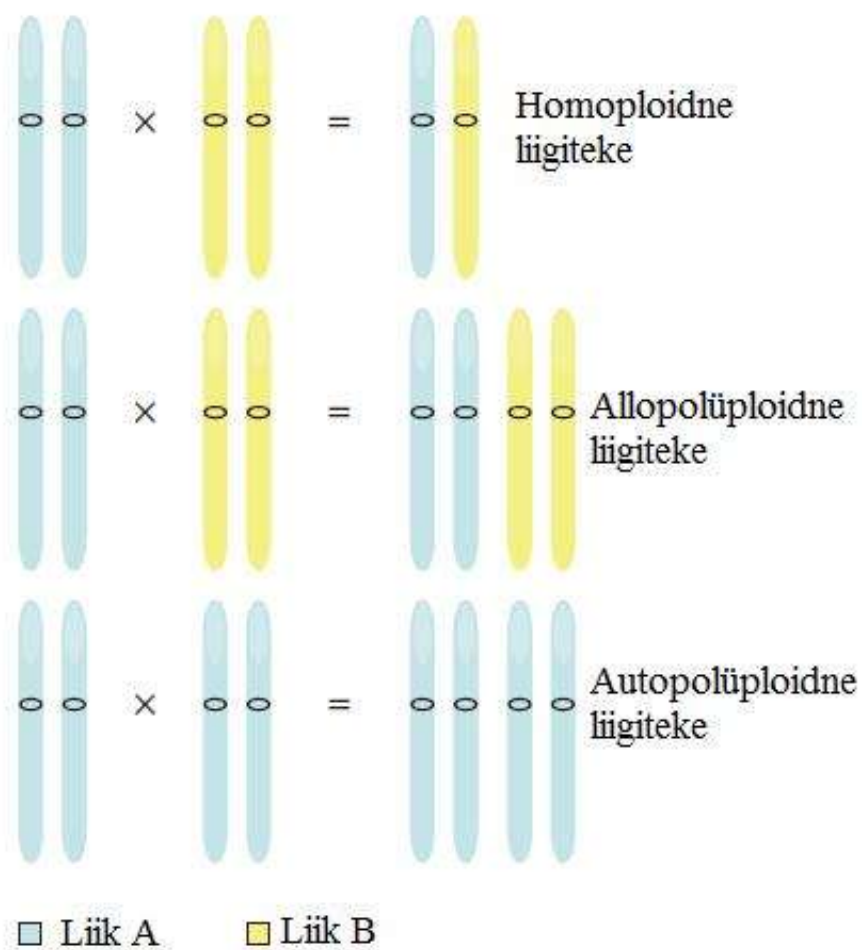
- Hochkirch, A. 2013. Hybridization and the origin of species.- *Journal of Evolutionary Biology* 26: 247- 251.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F. & Donoghue, M. J. 2002. The Evolution of Plant Diversity. In: *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. Sinauer Assoc., Sunderland, pp. 121- 150.
- Judd, W. S., Soltis, D. E., Soltis, P. S. & Ionta, G. 2007. *Tolmiea diplomenziesii*: A new species from the Pacific Northwest and the diploid sister taxon of the autotetraploid *T. menziesii* (*Saxifragaceae*).- *Brittonia* 59: 217- 225.
- Kellner, A., Ritz, C. M. & Wissemann, V. 2012. Hybridization with invasive *Rosa rugosa* threatens the genetic integrity of native *Rosa mollis*.- *Botanical Journal of the Linnean Society* 170: 472- 484.
- Klier, K., Leoschke, M. J. & Wendel, J. F. 1991. Hybridization and introgression in white and yellow ladyslipper orchid (*Cypripedium candidum* and *C. pubescens*).- *Journal of Heredity* 82: 305- 319.
- Lönn, M., Alexandersson, R. & Gustafsson, S. 2006. Hybrids and fruit set in a mixed flowering-time population of *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*).- *Hereditas* 143: 222- 228.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome.- *Trends in Ecology and Evolution* 20: 229- 237.
- Mallet, J. 2007. Hybrid speciation.- *Nature* 466: 279- 283.
- Nolte, A. W. & Tautz, D. 2010. Understanding the onset of hybrid speciation.- *Trends in Genetics* 26: 54- 58.
- Pekkala, N., Knott, K. E., Kotiaho, J. S., Nissinen, K. & Puurtinen, M. 2012. The benefits of interpopulation hybridization diminish with increasing divergence of small populations.- *Journal of Evolutionary Biology* 25: 2181- 2193.
- Pollock, L. J., Bayly, M. J., Nevill, P. G. & Veski, P. A. 2012. Chloroplast DNA diversity associated with protected slopes and valleys for hybridizing *Eucalyptus* species on isolated ranges in south-eastern Australia.- *Journal of Biogeography* 40: 155- 167.

- Rieseberg, L. H. & Wendel, J. F. 1993. Introgression and Its Consequences in Plants.- In: Harrison, R. (ed.), Hybrid Zones and the Evolutionary Process. Oxford University Press, New York, pp. 70- 109.
- Rieseberg, L. H. 1997. Hybrid origins of plant species.- Annual Review of Ecology and Systematics 28: 359- 389.
- Rieseberg, L. H., Baird, S. J. E. & Gardner, K. A. 2000. Hybridization, introgression, and linkage evolution.- Plant Molecular Biology 42: 205- 224.
- Rieseberg, L. H. & Willis, J. H. 2007. Plant Speciation.- Science 317: 910- 914.
- Schwarzbach, A. E. & Rieseberg, L. H. 2002. Likely multiple origins of a diploid hybrid sunflower species.- Molecular Ecology 11: 1703- 1715.
- Sletvold, N., Grindeland, J. M., Zu, P. & Ågren, J. 2012. Strong inbreeding depression and local outbreeding depression in the rewarding orchid *Gymnadenia conopsea*.- Conservation Genetics 13: 1305- 1315.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Pires, J. C., Kovarik, A., Tate, J. A. & Mavrodiev, E. 2004. Recent and recurrent polyploidy in *Tragopogon* (Asteraceae): cytogenetic, genomic and genetic comparisons.- Biological Journal of the Linnean Society 82: 485- 501.
- Soltis, P. S. & Soltis, D. E. 2009. The Role of Hybridization in Plant Speciation.- Annual Review of Plant Biology 60: 561- 588.
- Soltis, P. S. 2013. Hybridization, speciation and novelty.- Journal of Evolutionary Biology 26: 291- 293.
- Whitney, K. D., Ahern, J. R., Campbell, L. G., Albert, L. P. & King, M. S. 2010. Patterns of hybridization in plants.- Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 12: 175- 182.
- Wood, T. E., Takebayashi, N., Barker, M. S., Mayrose, I., Greenspoon, P. B. & L. H. Rieseberg. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants.- Proceedings of the National Academy of Sciences 106: 13875- 13879.

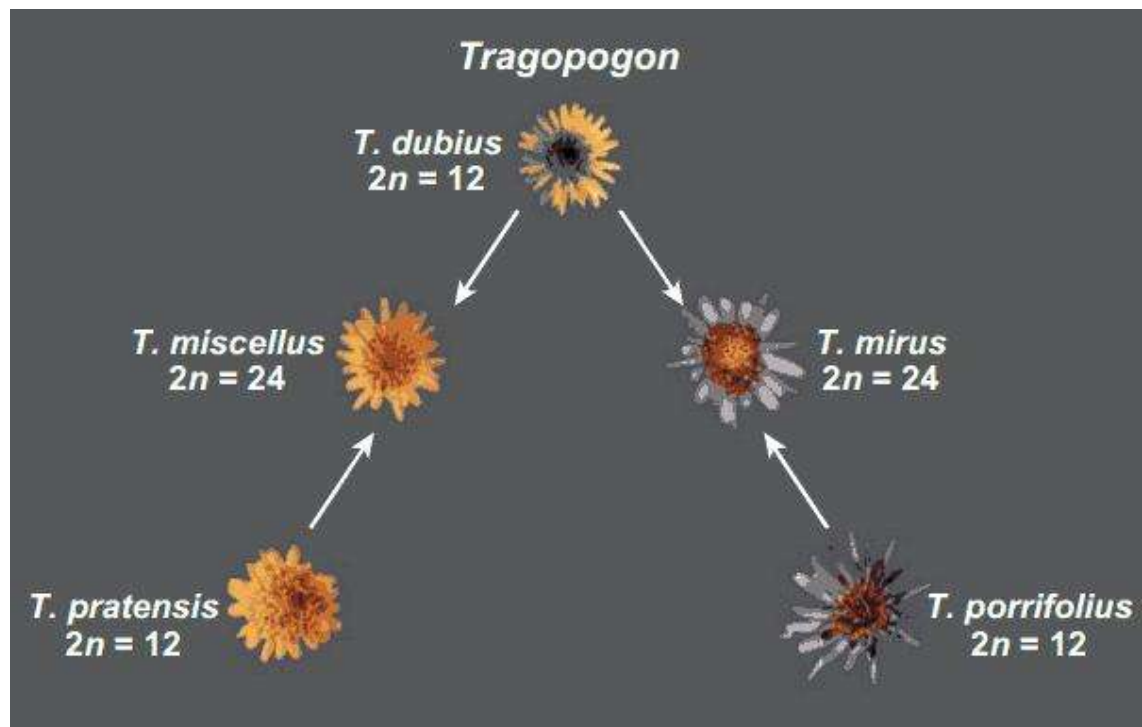
LISAD

Lisa nr 1. Hübriidne liigiteke.

Homoploidne liigiteke: kahe erinevast liigist pärit isendite ristumisel moodustub uus, sama kromosoomide arvuga indiviid. Allopolüploidne liigiteke: kahe erinevast liigist pärit isendite ristumine koos genoomi kordistumisega. Autopolüploidne liigiteke: kahe sama liiki kuuluva isendite ristumine koos genoomi kordistumisega. Nii auto- kui allopolüploididel liigitekkel tuleb silmas pidada, et geneetilise materjali kordistumine võib leida aset enne või pärast hübriidiseerumist (Soltis & Soltis, 2009).



Lisa nr 2. Hiljuti moodustunud allopolüploidised liigid *Tragopogon miscellus* ning *T. mirus* (Soltis & Soltis, 2009).



Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina Laura Valgma (sünnikuupäev: 09.10.1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Loodusliku hübriidiserumise rollid ja tagajärjed taimeriigis, mille juhendaja on vanemteadur Tatjana Oja,

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 22. mai 2013